doi:10.13866/j.azr.2020.01.01

裸果木渗透调节物质和抗氧化酶活性对干旱的响应①

黄海霞[1]， 连转红[1]， 王 亮[2]， 杨琦琦[1]， 魏振艳[1]， 马彦军[1]， 张金霞[3]

(1. 甘肃农业大学林学院,甘肃 兰州 730070; 2. 甘肃安西极旱荒漠国家级自然保护区管理局,甘肃 酒泉 736100;
3. 甘肃农业大学水利水电工程学院,甘肃 兰州 730070)

摘 要: 裸果木(*Gymnocarpos przewalskii*)起源于古地中海,为荒漠区少有的第三纪孑遗植物种。本文采用 2017 年 6 月、7 月和 8 月采集于甘肃安西自然保护区内的裸果木中龄和老龄植株叶片,分析自然干旱影响下叶片渗透调节物质及抗氧化酶活性的变化。结果表明:随着干旱程度的增加,裸果木叶片的可溶性蛋白(SP)显著积累,发挥着重要的渗透调节作用,中龄植株叶片的可溶性糖(SS)含量和老龄植株叶片的脯氨酸(Pro)含量先增加后显著降低,渗透调节作用有限。干旱加剧时,中龄植株叶片的超氧化物歧化酶(SOD)活性和抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性呈明显的先增后降。严重干旱时,过氧化物酶(POD)活性和过氧化氢酶(CAT)活性明显增强,说明其通过 4 种酶的协同作用清除过剩的活性氧,减轻过氧化伤害;老龄植株叶片的 CAT 活性持续增强,APX 活性明显的先升后降,POD 活性在重度干旱时显著增强,主要通过这 3 种酶减轻膜系统伤害。丙二醛(MDA)含量则随干旱程度增大显著增加,膜脂过氧化程度不断加深。在相同的降雨条件下,裸果木中、老龄植株的 Pro、SS、SP 含量、POD 和 CAT 活性、MDA 含量对干旱的响应程度存在显著差异,隶属度函数评价法表明,老龄植株的抗旱能力大于中龄植株,表明裸果木的抗旱性随年龄的增大而提高。

关键词: 裸果木(*Gymnocarpos przewalskii*); 自然干旱; 渗透调节物质; 抗氧化酶活性; 甘肃

干旱是各种胁迫环境中最常见、最普遍的逆境因子之一。随着全球气候变暖,我国西北干旱区的极端干旱事件更加频繁[1]。干旱胁迫会干扰植物体内的许多生理生化过程,造成活性氧(ROS)增多、膜稳定性降低、离子平衡变化等[2],而植物会采取适当的应对机制以避免或减轻伤害,如诱导抗氧化酶活性升高,以清除 ROS 自由基,减轻或避免细胞受到的氧化损伤[3],还会通过在体内积累溶质,增强渗透调节的方式来应对干旱胁迫[4]。植物抗氧化酶的表达量和渗透调节物质的积累量与植物对逆境胁迫的抗性密切相关[5-6]。因此,研究干旱胁迫下植物体内抗氧化酶类活性及渗透调节物质含量的变化,是了解植物在长期进化过程中所演化出适应干旱的机制和策略的重要基础。

裸果木(*Gymnocarpos przewalskii*)属于石竹科裸果木属,为古地中海旱生植物区系成分,为亚洲中部荒漠区比较稀少的第三纪孑遗植物,其演化发展过程对研究古地中海气候的变化过程具有重要的科学价值[7],由于其极耐干旱、贫瘠、耐风蚀沙埋、根系深等特点,成为石质荒漠区重要植被的建群种之一[8],对防治土壤荒漠化、保护和维持荒漠生态的平衡发挥着重要作用。在我国,裸果木主要分布在新疆、甘肃西部、青海西部、内蒙古西部等地区,其分布区属于大陆性气候,生境条件恶劣,自然更新和繁殖困难,又受极端气候的影响和人为干扰,其种群数量不断减少,分布区日趋缩小和片段化,被确定为国家重点保护野生植物名录中的Ⅰ级[9]。研究表明,其叶片呈线形,表皮的细胞排列紧密,表皮附有大量的表皮毛和大气孔[10],气孔下陷,表皮角质化程度较高且附有蜡质层,栅栏组织极发达,贮水组织比较发达[9],最低叶水势为 -23.63 MPa,远低于梭梭(*Haloxylon ammondendron*)(-14.24 MPa)和沙拐枣属(*Calligonum* sp.)(-15.92 MPa)[11],这些都是其在长期的干旱环境下演变出来的适应特征,但关于裸果木在干旱逆境中的渗透调节和抗氧化响应特征,尚未见研究报道。不同年龄的灌木在枝叶量、

① **收稿日期:** 2019-03-01; **修订日期:** 2019-05-06
基金项目: 甘肃农业大学学科建设专项基金(GSAU-XKJS-2018-110);国家自然科学基金项目(31560215,51509039)资助
作者简介: 黄海霞(1974-),女,博士,主要从事荒漠植物逆境生理生态研究. E-mail: 1057821914@qq.com

枝叶水势[12]、叶片水分利用效率[13]、吸收根的分布范围[14]等方面存在差异，因此，抗旱性的大小与年龄有关。本研究以甘肃安西极旱荒漠区裸果木中、老龄植株的叶片为研究对象，分析在6、7和8月自然干旱状况下渗透调节物质、抗氧化指标的变化规律和差异性，以揭示不同年龄植株叶片对干旱的生理生态响应特征和机制，为物种保护、植被恢复提供参考依据。

1 研究方法

1.1 样地概况及样品采集

甘肃安西极旱荒漠国家级自然保护区植物园位于40°29′53″N，95°44′12″E，属于大陆性干旱气候。年降水量45.7 mm，年蒸发潜力3 140.6 mm，年平均气温8.8 ℃。海拔高度1 170 m，土壤的主要类型为棕漠土和灰棕漠土，土壤贫瘠。每年的10月和4月对裸果木灌丛地各灌1次水。

研究对象为裸果木中龄和老龄植株叶片。通过调查分析该保护区裸果木的株高、冠幅、基径（距地面10 cm）与年龄的相关性发现，基径和年龄呈极显著正相关（$r=0.726$），可以用直线方程拟合年龄和基径之间的关系（年龄 = －1.342 + 10.68 基径，$R^2=0.537$，$P<0.01$）。根据测定的植株平均基径〔(5.1 ±0.73) cm 和(1.6 ±0.60) cm〕，估算得植株的平均年龄分别为53 a和15 a。植株的平均高度分别为88.1 cm和42.5 cm，王亮[15]研究指出，裸果木植株高度能够反映其生长年龄，将高度20～60 cm定义为中龄植株，60 cm以上的定义为老龄植株。二者结合起来，将研究植株分为中龄和老龄植株，各为6个重复。于2017年6月、7月和8月末，分别在老龄和中龄植株的当年生枝上采集叶片，采集后用液氮罐保存带回实验室测定生理指标。

1.2 采样月份降雨量的统计和土壤含水量测定

根据瓜州县气象观测资料，统计植物园内2017年及2000—2017年6、7和8月的降雨量。分别采集不同年龄植株基径处30 cm的土壤，取样深度0～60 cm的土层，分3层取样，每层深度20 cm，重复3次，用烘干法测定土壤含水量，取平均值。

1.3 测定的生理指标及方法

1.3.1 *渗透调节物质* 参照李合生等[16]的方法，采用磺基水杨酸提取，酸性茚三酮显色法测定脯氨酸（Pro）含量、用蒽酮比色法测定可溶性糖（SS）含量；可溶性蛋白（SP）含量采用考马斯亮蓝G－250染色法[17]测定。

1.3.2 *抗氧化酶活性* 超氧化物歧化酶（SOD）、过氧化物酶（POD）、过氧化氢酶（CAT）和抗坏血酸过氧化物酶（APX）采用同一提取液测定。提取液的制备方法为：称取叶片0.3 g置于研钵中，加5 mL pH为7.8的磷酸缓冲液（内含5 mmol · L^{-1} EDTA，2 mmol · L^{-1} AsA，2% PVP），研磨成匀浆，然后在4 ℃、12 000 r · min^{-1}下离心20 min，上清液即为酶提取液。参照李合生等[16]的方法，用氮蓝四唑还原法测定SOD活性，用愈创木酚法测定POD活性，用紫外吸收法测定CAT活性；APX活性测定参照Nakano等[18]的方法。

1.3.3 *膜脂过氧化产物* 丙二醛（MDA）含量采用硫代巴比妥酸加热比色法测定[16]。

1.4 数据处理

采用SPSS 19.0统计分析软件对试验数据进行单因素方差分析，邓肯法（Duncan）进行多重比较（显著性水平 $\alpha=0.05$）。采用隶属函数法[19]进行中、老龄植株叶片的抗旱性综合评价。用Microsoft Excel 2007制作图表。

2 结果与分析

2.1 样地的水分状况

根据瓜州县2017年降雨量的统计，得到降雨量最大值在7月，为11.3 mm，6月的降雨量为5.1 mm，8月的降雨量最少，为2.1 mm（图1）。采样地0～60 cm的平均土壤含水量均在1.5%以下，植株7月的土壤含水量均显著高于6月和8月。老龄植株各月的土壤含水量略高于中龄植株丛（图2）。根据2000—2017年降雨量的统计资料也发现，7月平均降雨量最大，为10.7 mm，其次为6月，为6.5 mm，8月最少，为5.7 mm。综合分析发现，7月裸果木植株生长的水分环境相对最好，其次为6月，8月最差。

2.2 裸果木叶片渗透调节物质含量对干旱的响应

裸果木中、老龄植株叶片Pro含量在6、7、8月的变化均表现为下降的趋势（图3）。中龄植株叶片3个月之间的Pro含量差异不显著，老龄植株从6—7月，叶片的Pro含量略有下降，至8月又显著下降，表明Pro的渗透调节作用有限。在同一月份，中龄植株的Pro含量均显著高于老龄植株，前者是后者

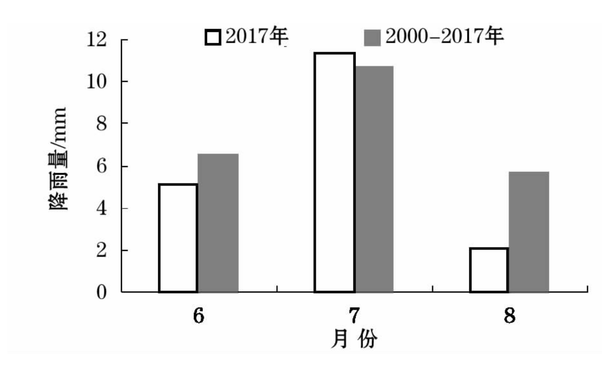
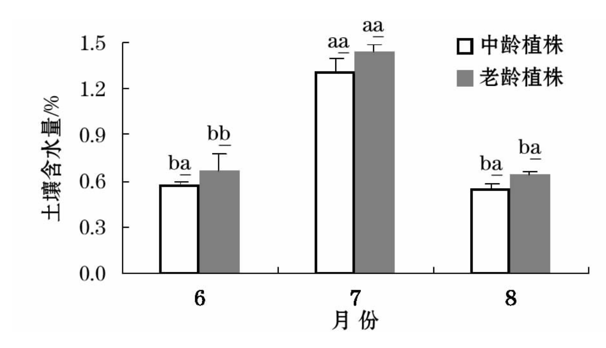


图 1　研究区 6、7、8 月的降雨量

Fig. 1　Rainfall in the study area in June, July and August



注:不同字母表示同一灌丛类型不同月份之间差异显著($P<0.05$),同一月份,带下划线的字母不同时,表示中、老龄植株之间差异显著。下同。

图 2　裸果木植株的土壤含水量

Fig. 2　Soil moisture content under *Gymnocarpos przewalskii* plant

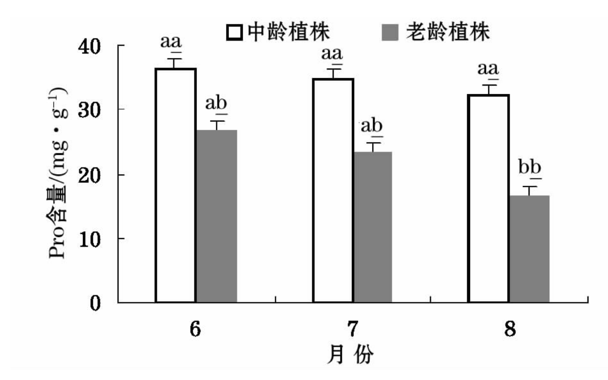


图 3　不同月份脯氨酸含量的变化

Fig. 3　Change of Pro content in different months

的 1.4 倍、1.5 倍和 2.0 倍。

裸果木中龄植株叶片的 SS 含量随干旱程度的增大先增后降(图 4),6 月的 SS 含量达到最大值,7 月水分条件有所改善,其积累量下降,至 8 月下降显著,仅为 6 月的 69.5%,7 月和 8 月之间 SS 含量的差异不显著;老龄植株的 SS 含量表现为 6 月 >8 月 >7 月,但三者之间的差异不显著。在相同的胁迫条件下,中龄植株的SS含量均高于老龄植株,且

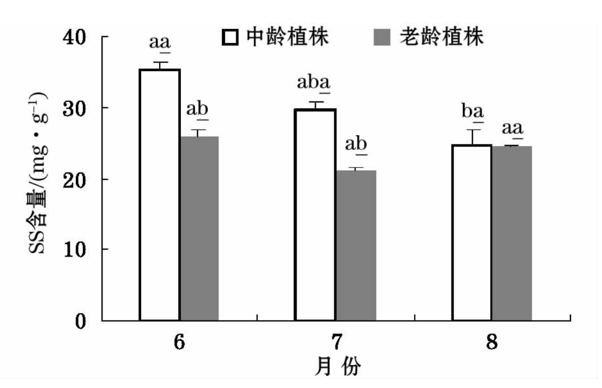


图 4　不同月份可溶性糖含量的变化

Fig. 4　Change of SS content in different months

在 6 月和 7 月 SS 含量的差异达显著水平。

如图 5 所示,中龄植株的 SP 持续积累,且各月之间均存在显著差异,8 月的 SP 含量是 6 月和 7 月的 4.8 倍和 2.8 倍。老龄植株的 SP 含量在 6、7、8 月呈先降后升,6 月和 8 月之间差异不大,但均显著高于 7 月。在 6 月和 7 月老龄植株的 SP 积累量均显著高于中龄植株,且在 6 月两者之间的差异显著,8 月则表现为中龄植株的 SP 含量显著高于老龄植株,高出 50.3%。

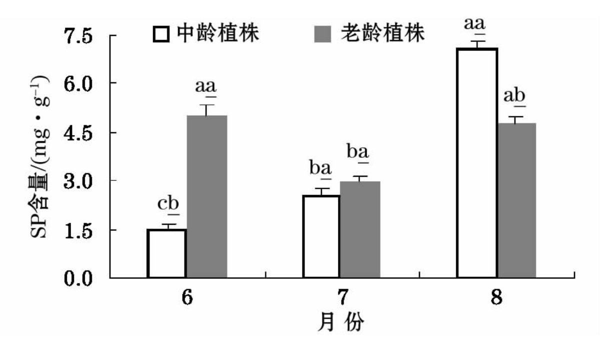


图 5　不同月份可溶性蛋白含量的变化

Fig. 5　Change of SP content in different months

2.3　裸果木叶片抗氧化酶活性对干旱的响应

中龄植株不同月份间 SOD 活性的变化显著(图 6),6 月达到最大值,8 月又降至最低值,前者约为后者的 3.1 倍,7 月的 SOD 活性约为 8 月的 2.4 倍,表明随着干旱的加剧,SOD 产生了明显的抗氧化作用,干旱严重时超过 SOD 的作用范围。老龄植株 6 月较 7 月的 SOD 活性略有增加,至 8 月也显著降低,降幅分别为 28.0% 和 26.1%。6 月和 7 月中龄植株叶片的 SOD 活性均大于老龄植株,其中 6 月两者之间差异显著,8 月老龄植株的 SOD 活性显著大于中龄植株,增幅为 79.3%。

随着干旱的加剧,裸果木中龄植株叶片的 POD

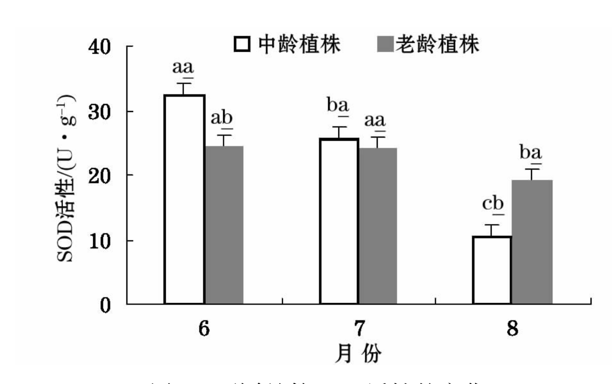


图 6 不同月份 SOD 活性的变化

Fig. 6 Change of SOD activity in different months

活性整体呈上升趋势(图 7),6、7 月变化不大,在 8 月显著增强,分别为前 2 个月的 2.2 倍和 1.9 倍。老龄植株在 7 月水分条件较好时 POD 活性略有降低,干旱程度最大时,POD 活性也达到最大,显著高于 6 月和 7 月。6 月中、老龄植株的 POD 活性接近,7 月和 8 月中龄植株的 POD 活均显著高于老龄植株,8 月两者间的差异最大,前者较后者约高出 42.1%。

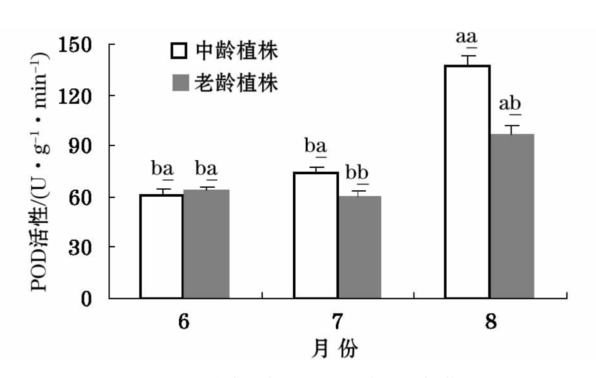


图 7 不同月份 POD 活性的变化

Fig. 7 Change of POD activity in different months

裸果木中老龄植株叶片的 CAT 活性随干旱程度的增大基本呈上升趋势(图 8)。中龄植株 CAT 活性在 6 月、7 月之间差异不显著,至 8 月 CAT 活性显著增强,其值约为 6 月、7 月的 1.4 倍。老龄植株的 CAT 活性在 3 个月之间差异均达显著水平,6 月和 8 月分别约为 7 月的 1.2 倍和 1.9 倍。在相同的降雨条件下,中龄植株的 CAT 活性均高于老龄植株,其中 7 月两者之间的差异显著。

由图 9 可知,随着干旱程度的变化,裸果木中、老龄植株叶片的 APX 活性变化趋势基本一致,表现为先增加后降低,APX 活性差异均达显著水平,6 月达到最大值,7 月酶活性明显下降,8 月出现最小值,较 6 月分别降低了 46.3% 和 52.5%,表明此时的干

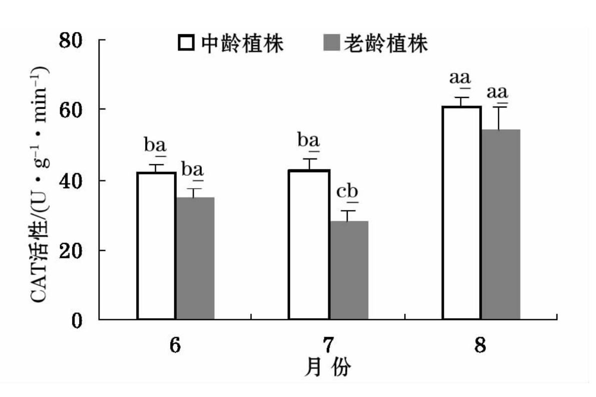


图 8 不同月份 CAT 活性的变化

Fig. 8 Change of CAT activity in different months

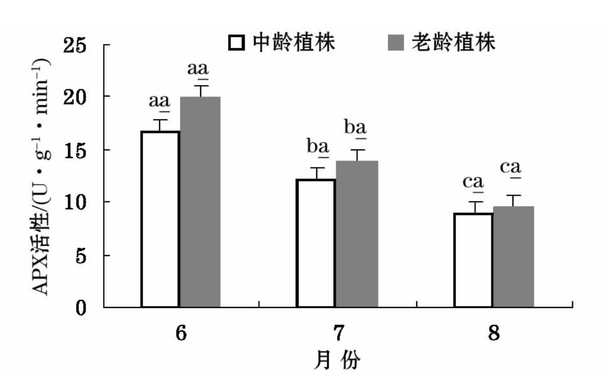


图 9 不同月份 APX 活性的变化

Fig. 9 Change of APX activity in different months

旱程度已经超过了 APX 清除活性氧的能力范围。6 月、7 月和 8 月中龄植株的 APX 活性均低于老龄植株,但两者之间的差异并不显著。

2.4 丙二醛含量的响应

裸果木叶片的 MDA 含量变化与干旱程度相一致(图 10),表明干旱胁迫加重了叶片细胞生物膜脂过氧化,从而产生更多的 MDA,中、老龄植株均在 8 月达最大值,显著大于 6 月和 7 月,分别达到 1.6 倍、3.8 倍和 3.1 倍、7.2 倍。6 月叶片 MDA 含量又显著高于 7 月,分别高出 1.4 倍和 1.3 倍。同一月

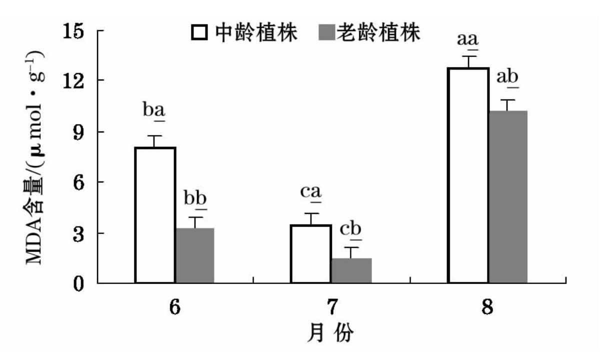


图 10 不同月份 MDA 含量的变化

Fig. 10 Change of MDA content in different months

份中龄植株的 MDA 含量均显著高于老龄植株,表明在相同的降雨条件下,中龄植株叶片受到的膜脂过氧化伤害程度更大。

2.5 裸果木叶片抗旱性综合评价

裸果木中老龄植株叶片的抗旱生理指标在不同月份的变化各不相同,对于旱的响应敏感度不同,采用单一某个指标来评价其抗旱性具有片面性,因此,对所有的生理指标采用隶属函数计算,对各项指标隶属值的平均值作为中、老龄植株叶片抗旱能力综合评定标准进行比较。表 1 结果显示,抗旱性表现为老龄植株 > 中龄植株,可能是因为老龄植株的根系更为发达,水分运输的能力更强。

表 1 中老龄植株抗旱性的综合评价

Tab. 1 Comprehensive comparison results of drought resistance of medium-and old-aged individuals

指标	植株类型	
	中龄植株	老龄植株
脯氨酸含量	0.537 1	0.561 5
可溶性糖含量	0.494 3	0.582 4
可溶性蛋白含量	0.397 2	0.623 9
SOD 活性	0.564 3	0.643 9
POD 活性	0.388 7	0.369 4
CAT 活性	0.347 4	0.416 4
APX 活性	0.471 3	0.471 5
MDA 含量	0.502 8	0.597 5
平均隶属函数值	0.462 9	0.533 3

3 讨 论

3.1 自然干旱下裸果木叶片渗透调节的响应

渗透调节是植物忍耐和抵御干旱逆境的一种重要生理机制。植物渗透调节能力的强弱同胁迫条件下渗透调节物质的积累量密切相关[20-21]。研究表明,随着干旱的加剧,脯氨酸、可溶性糖、可溶性蛋白含量先增加后降低[2,22]。植物在轻度或中度干旱胁迫下,细胞通过增加溶质来降低渗透势发挥主动调节作用[23],而干旱胁迫非常严重时,渗透调节作用减小甚至消失,说明植物的渗透调节能力是有一定限度的[24]。本研究也发现,随干旱程度的增加,裸果木叶片的脯氨酸和可溶性糖含量先增加后降低,中龄植株不同干旱程度间叶片的脯氨酸含量差异不显著,严重干旱时,可溶性糖含量降低显著。研究指出,干旱胁迫下,可溶性糖含量在植物叶片中的下降有多种原因,或是植物叶片的同化物向根系转移引起的[25],或是由于叶片光合结构遭到破坏,光合产物合成受阻,可溶性糖的积累趋于减慢和停止所致[26],这些是否为裸果木叶片可溶性糖含量下降的原因,还有待进一步研究证实。老龄植株则表现为可溶性糖含量无明显差异,而脯氨酸含量在严重干旱条件下显著降低,可能是细胞严重失水导致其结构和功能受到损伤,脯氨酸合成能力受到抑制[27],说明脯氨酸和可溶性糖并不是裸果木叶片渗透调节的主要物质,罗青红等[22]对沙木蓼(*Atraphaxis bracteata*)和北沙柳(*Salix psammophila*)的研究中也得出了相似的结论。裸果木叶片在干旱程度最大时,可溶性蛋白显著积累,可能是在干旱胁迫下,植物细胞内合成酶活性下降或水解酶活性增强,促使结构蛋白变成可溶性蛋白[27],或者干旱诱导了一些适应水分胁迫相关基因的表达,导致一些新蛋白的出现或某些蛋白量的增加[28],从而提高渗透调节能力,来降低细胞渗透势,保持细胞、组织水分生理平衡。干旱胁迫下白刺(*Nitraria tangutorum*)的渗透调节响应中,可溶性蛋白也表现出相似的特征[29]。从 3 种渗透调节物质含量的相关性来看,中龄植株叶片的可溶性糖含量、老龄植株的脯氨酸含量均与其可溶性蛋白含量负相关(r 分别为 -0.29 和 -0.56),表明中龄植株的可溶性糖、老龄植株的脯氨酸与可溶性蛋白之间可能存在相互补偿作用[30]。

3.2 自然干旱下裸果木叶片的抗氧化酶系统的响应

植物在干旱胁迫下过量积累的活性氧会导致膜脂过氧化,植物的膜伤害是干旱伤害的本质之一[31]。在一定的胁迫范围内,植物体内的保护酶会积极启动抗氧化机制,清除过量的活性氧,保护膜系统,如 SOD 可通过歧化作用清除植物体内的 O_2^-,POD、CAT、APX 主要清除 H_2O_2[32]。植物对活性氧的清除过程中,保护酶反应比较复杂,不同的植物,不同时期表现不同的规律,花生(*Arachis hypogaea*)叶片 SOD 和 CAT 活性的变化对水分胁迫的响应强于 POD[33]。重度干旱胁迫下四季桂(*Osmanthus fragrans* var. *semperflorens*)叶片 SOD 和 CAT 活性提高,POD 活性降低[3]。随干旱胁迫的加深,金露梅(*Potentilla fruticosa*)叶片的 SOD 和 POD 活性先上升后急剧下降,而花棒(*Hedysarum scoparium*)的 SOD 和 POD 活性总体呈上升趋势[34]。蒙古岩黄芪

(*Hedysarum mongolicum*)在干旱胁迫下采取协同升高叶片中SOD、CAT、POD活性减小干旱的伤害[35]。本研究发现，随着干旱程度的增加，裸果木中龄植株叶片的SOD和APX活性呈显著的先增后降规律，而POD活性和CAT活性在严重的干旱胁迫下显著增强，表明SOD和APX能对干旱胁迫进行积极反馈，但其抗氧化保护能力有限，叶片依赖SOD、POD、CAT和APX的协同作用来抵御干旱胁迫对细胞造成的氧化伤害。老龄植株叶片的SOD活性先小幅上升后急剧下降，APX活性的变化与中龄植株叶片相一致，CAT活性持续显著增强，POD活性在严重干旱胁迫下显著增强，表明APX、CAT和POD对清除活性氧起到了关键作用。周瑞莲等[36]在豌豆(*Pisum sativum*)的研究中也得出了相似的结论。MDA含量可以反映叶片细胞膜受逆境伤害程度的大小，间接反应植物的抗逆性。随干旱程度的增大，裸果木叶片的MDA含量均显著升高，这与裴斌等[37]对沙棘(*Hippophae rhamnoides*)的研究结果相一致，表明干旱胁迫使裸果木叶片的膜脂过氧化程度加深，对细胞膜结构与功能造成了严重伤害。

3.3 不同年龄裸果木植株叶片的抗旱性

植物根系是植物直接吸收水分的重要器官，它对植物的耐旱功能具有至关重要的作用。裸果木有明显的主根，侧根发达，根茎比率达10以上，具有强大的吸水功能[9]。本研究表明，老龄植株叶片的抗旱性大于中龄植株，这可能是由根系特性的差异引起的，测定发现老龄植株根系的一级侧根数(10～16条)多于中龄植株(5～8条)，且根系的集中分布范围(60～80 cm)也明显大于中龄植株(30～50 cm)，在相同的土层深度范围内，老龄植株土壤的水分含量略高于中龄植株，从而增强了其对大气干旱和表层土壤干旱的适应性。阿拉木萨等[14]发现，锦鸡儿灌丛根系吸收根的集中分布范围随着其年龄的增大而增加，从而有利于下层土壤水分的吸收利用。也有研究发现，随着灌木年龄增大，枝叶的水势明显降低[12]，保水力显著增强[38]，这也可能成为老龄植株叶片抗旱性更强的一个原因。另外，调查发现中龄植株平均一年生枝数和叶片数却明显多于老龄植株，可能其光合作用消耗的水分更多，但具体原因还有待进一步研究。研究不同年龄裸果木植株叶片的抗旱性的差异，有助于探明其在不同生长发育阶段对干旱的适应性，为裸果木保护措施的制定提供一定的参考。

4 结 论

在干旱环境下，裸果木叶片的可溶性蛋白显著积累，起到了关键的渗透调节作用，可溶性糖和脯氨酸分别对中龄和老龄植株叶片起到了一定的渗透调节作用，干旱严重时，其渗透调节能力显著下降。

裸果木中龄植株叶片的SOD和APX活性随干旱的加剧呈显著的先增后降趋势，重度胁迫时POD和CAT活性明显增强，通过4种酶的协同作用清除活性氧，减轻膜伤害；老龄植株叶片随干旱程度的增大CAT活性持续增强，APX活性明显地先升后降，POD活性在重度干旱时显著增强，主要依赖这3种酶保护膜系统。MDA含量随干旱的加剧显著增加，干旱明显增加了叶片的膜脂过氧化程度。

在相同的降雨条件下，裸果木中老龄植株叶片的渗透调节物质和保护酶活性的响应程度存在显著的差异，隶属度函数综合评价得出，裸果木老龄植株的抗旱能力大于中龄植株。

参考文献(References)：

〔1〕 陈亚宁，王怀军，王志成，等. 西北干旱区极端气候水文事件特征分析〔J〕. 干旱区地理，2017，40(1)：1－9.〔Chen Yaning，Wang Huaijun，Wang Zhicheng，et al. Characteristics of extreme climatic/hydrological events in the arid region of Northwestern China〔J〕. Arid Land Geography，2017，40(1)：1－9.〕

〔2〕 王曦，胡红玲，胡庭兴，等. 干旱胁迫对桢楠幼树渗透调节与活性氧代谢的影响及施氮的缓解效应〔J〕. 植物生态学报，2018，42(2)：240－251.〔Wang Xi，Hu Hongling，Hu Tingxing，et al. Effects of drought stress on the osmotic adjustment and active oxygen metabolism of *Phoebe zhennan* seedlings and its alleviation by nitrogen application〔J〕. Chinese Journal of Plant Ecology，2018，42(2)：240－251.〕

〔3〕 许馨露，李丹丹，马元丹，等. 四季桂抗氧化防御系统对干旱、高温及协同胁迫的响应〔J〕. 植物学报，2018，53(1)：72－81.〔Xu Xinlu，Li Dandan，Ma Yuandan，et al. Responses of the antioxidant defense system of *Osmanthus fragrans* cv. 'Tian Xiang TaiGe' to drought，heat and the synergistic stress〔J〕. Chinese Bulletin of Botany，2018，53(1)：72－81.〕

〔4〕 Patakas A，Nikolaou N，Zioziou E，et al. The role of organic solute and ion accumulation in osmotic adjustment in drought-tressed grapevines〔J〕. Plant Science，2002，163(2)：361－367.

〔5〕 Eva S R，María del M R W，Begoña B，et al. Antioxidant response resides in the shoot in reciprocal grafts of drought-tolerant and drought-sensitive cultivars in tomato under water stress〔J〕. Plant Science，2012，188－189(3)：89－96.

〔6〕 王海珍,徐雅丽,张翠丽,等. 干旱胁迫对胡杨和灰胡杨幼苗渗透调节物质及抗氧化酶活性的影响〔J〕. 干旱区资源与环境,2015,29(12):125－130.〔Wang Haizhen,Xu Yali,Zhang Cuili,et al. Effects of drought stress on osmotic adjustment substances and antioxidant enzymes activity of *Populus euphratica* and *Populus pruinosa* seedlings〔J〕. Journal of Arid Land Resources and Environment,2015,29(12):125－130.〕

〔7〕 Ma S M,Zhang M L,Sanderson S C. Phylogeography of the rare *Gymnocarpos przewalskii* (Caryophyllaceae): Indications of multiple glacial refugia in North-Western China〔J〕. Australian Journal of Botany,2012,60:20－31.

〔8〕 徐振朋. 荒漠区裸果木种群分布与性状适应特征研究〔D〕. 呼和浩特:内蒙古农业大学,2017.〔Xu Zhenpeng. Study on the Response and Adaptation of *Gymnocarpos przewalskii* Maxim to Habitat Difference〔D〕. Huhhot: Inner Mongolia Agricultural University,2017.〕

〔9〕 汪之波,高清祥,孙继周,等. 珍稀濒危植物裸果木生物学特性研究〔J〕. 资源开发与市场,2009,25(6):481－483,509.〔Wang Zhibo,Gao Qingxiang,Sun Jizhou,et al. Study on biological characteristics of rare endangered plant *Gymnocarpos przewalskii*〔J〕. Resource Development & Market,2009,25(6):481－483,509.〕

〔10〕 李娟. 珍稀濒危植物裸果木群落物种多样性及其形态解剖学研究〔D〕. 临汾:山西师范大学,2012.〔Li Juan. The Studies on Species Diversity and Morphology and Anatomy of the Rare Endangered Plants of *Gymnocarpos przewalskii* Maxim〔D〕. Linfen: Shanxi Normal University,2012.〕

〔11〕 刘家琼,蒲锦春,刘新民. 我国沙漠中部地区主要不同生态类型的植物的水分关系和旱生结构比较研究〔J〕. 植物学报,1987,29(6):662－673.〔Liu Jiaqiong,Pu Jinchun,Liu Xinmin. Comparative study on water and xeromorphisms of various dominant plants in deserts in our country〔J〕. Acta Botanica Sinica,1987,29(6):662－673.〕

〔12〕 鲁作民. 不同年龄油蒿抗旱性的研究〔J〕. 植物学通报,1993,10(1):58－59.〔Lu Zuomin. Study on the drought resistance of *Artemisia ordosica* with difference ages〔J〕. Chinese Bulletin of Botany,1993,10(1):58－59.〕

〔13〕 何维明,张新时. 沙地柏叶型变化的生态意义〔J〕. 云南植物研究,2001,24(4):433－438.〔He Weiming,Zhang Xinshi. Ecological significance of change of leaf form in *Sabina vulgaris*〔J〕. Acta Botanica Yunnanica,2001,24(4):433－438.〕

〔14〕 阿拉木萨,蒋德明,裴铁璠. 沙地人工小叶锦鸡儿植被根系分布与土壤水分关系研究〔J〕. 水土保持学报,2003,17(3):78－81.〔Alamusa,Jiang Deming,Pei Tiefan. Relationship between root system distribution and soil moistureof artificial *Caragana microphylla* vegetation in sandy land〔J〕. Journal of Soil and Water Conservation,2003,17(3):78－81.〕

〔15〕 王亮. 安西极旱荒漠区裸果木分布现状调查及保护研究〔D〕. 兰州:甘肃农业大学,2018.〔Wang Liang. Study of Distribution Pattern for *Gymnocarpos przewalskii* and Its Protection Strategies in An'xi Extreme Arid Desert Area〔D〕. Lanzhou: Gansu Agricultural University,2018.〕

〔16〕 李合生,孙群,赵世杰,等. 植物生理生化实验原理和技术〔M〕. 北京:高等教育出版社,2000:164－165,167－169,192－197.〔Li Hesheng,Sun Qun,Zhao Shijie,et al. Plant Physiological and Biochemical Principles and Experimental Techniques〔M〕. Beijing: Higher Education Press,2000:164－165,167－169,192－197.〕

〔17〕 高俊凤. 植物生理学实验指导〔M〕. 北京:高等教育出版社,2006:142－143,214－215.〔Gao Junfeng. Experimental Guideance of Plant Physiology〔M〕. Beijing: Higher Education Press,2006:142－143,214－215.〕

〔18〕 Nakano Y,Asada K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate specific peroxidase in spinach chloroplasts〔J〕. Plant and Cell Physiology,1980,22(5):867－880.

〔19〕 杨传宝,姚俊修,李善文,等. 白杨派无性系苗期对干旱胁迫的生长生理响应及抗旱性综合评价〔J〕. 北京林业大学学报,2016,38(5):58－66.〔Yang Chuanbao,Yao Junxiu,Li Shanwen,et al. Growth and physiological responses to drought stress and comprehensive evaluation on drought tolerance in Leuce clones at nursery stage〔J〕. Journal of Beijing Forestry University,2016,38(5):58－66.〕

〔20〕 王蕊,孙广玉. 干旱对大豆叶片葫芦巴碱含量和渗透调节的影响〔J〕. 中国沙漠,2010,30(3):552－555.〔Wang Rui, Sun Guangyu. Effects of soil drought on trigonelline content and capacity of osmotic adjustment in leaves of two soybean varieties〔J〕. Journal of Desert Research,2010,30(3):552－555.〕

〔21〕 单立山,李毅,石万里,等. 土壤水分胁迫对红砂幼苗生长和渗透调节物质的影响〔J〕. 水土保持通报,2015,35(6):106－109.〔Shan Lishan,Li Yi,Shi Wanli,et al. Effects of dehydration stress on growth of *Reaumuria soongorica* seedlings and regulation of osmotic substances〔J〕. Bulletion of Soil and Water Conservation,2015,35(6):106－109.〕

〔22〕 罗青红,宁虎森,何苗,等. 5 种沙地灌木对干旱胁迫的生理生态响应〔J〕. 林业科学,2017,53(11):29－42.〔Luo Qinghong,Ning Husen,He Miao,et al. Ecophysiological responses of five sandy shrubs to drought stress〔J〕. Scientia Silvae Sinicae,2017,53(11):29－42.〕

〔23〕 魏志刚,王玉成. 植物干旱胁迫响应机制〔M〕. 北京:科学出版社,2015:34－47.〔Wei Zhigang,Wang Yucheng. Response Mechanism of Plant to Drought Stress〔M〕. Beijing: Science Press,2015:34－47.〕

〔24〕 刘祖祺,张石城. 植物抗性生理学〔M〕. 北京:中国农业出版社,1994:89.〔Liu Zuqi,Zhang Shicheng. Plant Resistance Physiology〔M〕. Beijing: China Agriculture Press,1994:89.〕

〔25〕 李树华,许兴,米海莉,等. 水分胁迫对牛心朴子植物生长及渗透调节物质积累的影响〔J〕. 西北植物学报,2003,23(4):592－596.〔Li Shuhua,Xu Xing,Mi Haili,et al. Effects of water stress on the growing and accumulation of osmolyte of *Cynanchum komarovii*〔J〕. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica,2003,23(4):

592－596.〕
〔26〕 潘瑞炽. 植物生理学〔M〕. 北京:高等教育出版社,2004:282－298.〔Pan Ruizhi. Plant Physiology〔M〕. Beijing:Higher Education Press,2004:282－298.〕
〔27〕 陈月,孙宪芝,杨景慧,等. 水分胁迫下嫁接对杭白菊渗透调节物质及相关代谢酶基因表达的影响〔J〕. 植物生理学报,2018,54(5):895－903.〔Chen Yue,Sun Xianzhi,Yang Jinghui,et al. Effect of grafting on osmolytes and expression of related metabolic enzyme genes in chrysanthemum under water stress〔J〕. Plant Physiology Journal,2018,54(5):895－903.〕
〔28〕 孙存华,杜伟,徐新娜,等. 干旱胁迫对藜叶片干旱诱导蛋白的影响〔J〕. 干旱区研究,2009,26(3):372－376.〔Sun Cunhua,Du Wei,Xu Xinna,et al. Effect of drought stress on drought-induced protein in leaves of *Chenopodium album* L.〔J〕. Arid Zone Research,2009,26(3):372－376.〕
〔29〕 高暝,李毅,种培芳,等. 渗透胁迫下不同地理种源白刺的生理响应〔J〕. 草业学报,2011,20(3):99－107.〔Gao Ming,Li Yi,Zhong Peifang,et al. Physiological responses of *Nitraria tangutorum* from different geographical provenances under osmotic stress〔J〕. Acta Prataculturae Sinica,2011,20(3):99－107.〕
〔30〕 赵莉,牟书勇,张鲜花. 干旱胁迫下新疆野生鸭茅(*Dactylis glomerata*)苗期抗旱性生理特性〔J〕. 干旱区研究,2015,32(5):953－957.〔Zhao Li,Mou Shuyun,Zhang Xianhua. On the physiological characteristic of drought resistance of native *Dactylis glomerata* in Xinjiang at seeding stage〔J〕. Arid Zone Research,2015,32(5):953－957.〕
〔31〕 Scandalios J G. Oxygen stress and superoxide dismutases〔J〕. Plant Physiol,1993,101(1):7－12.
〔32〕 吴志华,曾富华,马生健,等. 水分胁迫下植物活性氧代谢研究进展(综述Ⅰ)〔J〕. 亚热带植物科学,2004,33(2):77－80.〔Wu Zhihua,Zeng Fuhua,Ma Shengjian,et al. A review of advances in active oxygen metabolism in plants under water stress〔J〕. Subtrophical Plant Science,2004,33(2):77－80.〕
〔33〕 张智猛,宋文武,丁红,等. 不同生育期花生渗透调节物质含量和抗氧化酶活性对土壤水分的响应〔J〕. 生态学报,2013,33(14):4 257－4 265.〔Zhang Zhimeng,Song Wenwu,Ding Hong,et al. The responses of leaf osmoregulation substance and protective enzyme activity of different peanut cultivars to non-sufficient irrigation〔J〕. Acta Ecologica Sinica,2013,33(14):4 257－4 265.〕
〔34〕 丁龙,赵慧敏,曾文静,等. 五种西北旱区植物对干旱胁迫的生理响应〔J〕. 应用生态学报,2017,28(5):1 455－1 463.〔Ding Long,Zhao Huimin,Zeng Wenjing,et al. Physiological responses of five plants in Northwest China arid area under drought stress〔J〕. Chinese Journal of Applied Ecology, 2017, 28(5): 1 455－1 463.〕
〔35〕 吕娥娥,周向睿,周志宇,等. 荒漠灌木蒙古岩黄芪对干旱胁迫的生理响应〔J〕. 草业学报,2016,25(6):42－50.〔Lü E'e,Zhou Xiangrui,Zhou Zhiyu,et al. Physiological responses of the desert shrub *Hedysarum mogolicum* to drought stress〔J〕. Acta Prataculturae Sinica,2016,25(6):42－50.〕
〔36〕 周瑞莲,王刚. 水分胁迫下豌豆保护酶活力变化及脯氨酸积累在其抗旱中的作用〔J〕. 草业学报,1997,6(4):40－44.〔Zhou Ruilian,Wang Gang. Water stress induced changes in protective enzyme activities and effects of proline enhancement on drought resistance in pea〔J〕. Acta Prataculturae Sinica,1997,6(4):40－44.〕
〔37〕 裴斌,张光灿,张淑勇,等. 土壤干旱胁迫对沙棘叶片光合作用和抗氧化酶活性的影响〔J〕. 生态学报,2013,33(5):1 386－1 396.〔Pei Bin,Zhang Guangcan,Zhang Shuyong,et al. Effects of soil drought stress on photosynthetic characteristics and antioxidant enzyme activities in *Hippophae rhamnoides* Linn. seedings〔J〕. Acta Ecologica Sinica,2013,33(5):1 386－1 396.〕
〔38〕 赵秀莲. 不同年龄沙地柏抗旱生理特性的差异研究〔D〕. 北京:中国林业科学研究院,2007.〔Zhao Xiulian. Age-Based Variation of Drought-Resistance for *Juniperus sabina*〔D〕. Beijing:Chinese Academy of Forestry Sciences,2007.〕

Response of Osmotic Regulation Substances and Antioxidant Enzyme Activity in Leaves of *Gymnocarpos przewalskii* to Drought

HUANG Hai-xia[1], LIAN Zhuan-hong[1], WANG Liang[2], YANG Qi-qi[1],
WEI Zhen-yan[1], MA Yan-jun[1], ZHANG Jin-xia[3]

(1. *College of Forestry*, *Gansu Agricultural University*, *Lanzhou* 730070, *Gansu*, *China*;
2. *Administration of Gansu Anxi Extra-arid Desert National Nature Reserve*, *Jiuquan* 736100, *Gansu*, *China*;
3. *College of Water Conservancy and Hydropower Engineering*, *Gansu Agricultural University*, *Lanzhou* 730070, *Gansu*, *China*)

Abstract: As a relict species of tertiary in desert area, *Gymnocarpos przewalskii* originates from the Tethys. In this study, the leaves of *G. przewalskii* were collected from the medium- and old-aged individuals in the Anxi Nature Reserve in Gansu Province in June, July and August 2017. The samples were used to analyze the change of osmotic regulation substances and antioxidant enzyme activity under natural drought. The results showed that the soluble protein (SP) accumulated significantly with the increase of drought level and played the main osmotic regulation, the soluble sugar (SS) content in leaves of the medium-aged individuals and the proline (Pro) content in those of the old-aged ones increased at first and then decreased obviously, and the osmotic regulation was limited. As for the medium-aged individuals, when the drought level was increased, the superoxide dismutase (SOD) activity and ascorbate peroxidase (APX) activity significantly increased at first and then decreased, and the peroxidase (POD) activity and catalase (CAT) activity were increased significantly under severe drought, which indicated that the four enzymes scavenged the active oxygen by synergistic effect. For the old-aged ones, the CAT activity was continuously increased, the APX activity was obviously increased at first and then decreased, and the POD activity was significantly increased under severe drought, which showed that the damage to membrane system was mainly relieved by the three enzymes. The malondialdehyde (MDA) content in leaves was significantly increased with the increase of drought level and membrane lipid peroxidation. Under the situation with similar rainfall, there were the significant differences between the medium- and the old-aged individuals in the response of Pro, SS and SP content, POD and CAT activity and MDA content in leaves to drought. The result of subordinate function method showed that the drought resistance of the old-aged individuals was higher than that of the medium-aged ones, indicating the drought resistance of *G. przewalskii* would enhance with the age increase.

Key words: *G. przewalskii*; natural drought; osmotic regulation substance; antioxidant enzyme activity; Gansu Province